第14卷 第1期 昆虫学报 Vol. 14, No. 1
1965年1月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA Jan., 1965

黑翅土白蚁 *Odontotermes formosanus* (Shiraki) 的蚁巢結构及其发展*

蔡邦華 陈宁生 陈安国 陈志輝
(中国科学院动物研究所)

摘要 黑翅土白蚁营地下巢，主体是菌圃；白蚁巢羣从初建、成长到衰亡的过程中，蚁巢结构相应地有从单腔到多腔、从简单到复杂的发展过程，具有阶段性差别，主要有单腔空巢、单腔菌巢、上位寡腔巢、下位寡腔巢、层积多腔巢、块积多腔巢和萎缩多腔巢七种基本形式，前四种为幼年巢的形态，后三种为成年巢的形态。本文首先举实例叙述了这七种类型的结构特征，然后就巢腔的发展、菌圃的演变、空腔的形成、主巢的转移及其结构的变化（王宫的兴建、泥皮泥骨的发展等）和巢区的位移等几个方面讨论了本种蚁巢结构的发展动态，指出菌圃总体处于不断演变的新陈代谢之中，是蚁巢结构上最活跃的因素，为其演变的主要內容，并由是牵动其他各结构部分的发展和变化。

一、前 言

比較高級的白蚁，多筑有一定結构的蚁巢，其构造型式因种类而不同。这些蚁巢是白蚁羣孳生繁殖和活动的大本营，与白蚁的生长发展有密切关系。不少种类的蚁巢結构复杂而隐蔽，是防治工作上的首要难关，有注意研究的必要。

黑翅土白蚁 *Odontotermes formosanus* (Shiraki) 广布于我国黄河以南各省，它不仅是农林作物和木材建筑的大害虫，而且常在江河水庫的堤垻中隐筑大而多的巢腔，穿凿长而弯曲的隧道，串通堤身內外，是堤防安全上的严重危险。

本項报导，是我們于1960—1961年，在长江大堤上，在长江修防处"消灭白蚁工程队"协助下，挖掘和解剖了本种的許多蚁巢，并在室內进行了飼养研究而写成的。

二、蚁巢結构及其类型

黑翅土白蚁是土栖性种类，蚁巢位于地下，主体是菌圃；成长蚁巢的結构是分散型，除居住有白蚁王与后（通常住于特筑的"王宫"內）的"主巢"外，还建造一些較小的独立腔室，分散在主巢四周，如同卫星，可称"卫星巢"（副巢），它們互以半圆形隧——"蚁路"联絡。白蚁从巢挖蚁路通达地面，再筑造"泥被"或"泥綫"，作取食活动；发育成熟的羣体还在地表建造"羽化孔"，为有翅成虫出飞孔道。两年来，以蚁路追踪法[1]，在当地掘得主巢近百个，并对其中部分巢作了較完整的解剖。这些蚁巢，包括从初建到衰老的各个不同时期，大小、結构很不一样。按其結构，首先以有无卫星巢（副巢）及候飞室（羽化孔）可大別为三

* 本研究蒙王靖仁、冯维熊、李克田、何忠等同志提供资料；现场工作中，蒙长江修防处多方协助，特此致谢。

1) 挖巢的方法，根据长江修防处经验，一般是在泥被、泥线或羽化孔上侧（或下侧），顺堤向挖长2—3米、宽和深0.5—1米深的沟截得蚁路，再根据截口形状及其出现白蚁状况，大体判断蚁巢方位，然后随蚁路开沟追挖，可得蚁巢。

类：单腔巢(无候飞室)、寡腔巢(无候飞室)及多腔巢(有候飞室)；每类又可按各部分发展程度不同，再分为几个阶段。兹分述如下：

(一) 单腔巢(无候飞室)

这类巢仅有一个腔室，結构簡单，尙无卫星巢。根据菌圃的有无，还可分成两个类型：

1. 单腔空巢　这是最初百天內的巢。这类蚁巢仅仅是一个极簡单的饅头形小空腔，周壁光滑，底面平坦。尙无菌圃及其他結构(表1)。

表1　单腔空巢发育經过(1960年4月25日—8月8日)

巢龄(天)	巢号	巢腔(厘米)			入土深度*(厘米)	白蚁羣体情况			
		长径	短径	高		配偶数(♀:♂)	卵粒	幼蚁	发育状况
30	1	1.7	1.0	0.7	10	1:1	30	0	
	2	1.5	1.5	0.7	15	1:1	30	0	
	3	1.5	1.0	0.8	17	1:1	30	0	
	4	2.0	1.0	1.0	18	1:2	30	0	
	5	2.5	1.5	1.6	18	4	有	0	
	6	4.0	2.5	1.0	28	6	有	0	
60	7	2.5	1.7	1.1	18	3	30	30	白色幼蚁，长2.2—3.0毫米
	8	2.5	1.3	1.0	10	1:1	0	20	
	9	2.2	1.5	0.8	12	4	80—90	20	
105	10	2.0	1.3	1.0	17	2:1	有	多	有成长的工蚁，能出巢活动，体躯仍较细小

* 入土深度指巢腔顶点至正上方地面的距离(下同)。

单腔空巢的研究，系通过白蚁新配偶的室內、外飼养：在有翅成虫"羣飞"时，用方形紗帐(蚊帐)罩于一个蚁巢的羽化孔上方，迫使新配偶在原地入土建巢，然后每5天或一个月解剖5个以上蚁巢。同时捕捉一些新配偶在室內小玻璃缸內飼养，在土面放艾蒿枯枝作飼料，定期进行观察。

新配偶入土后卽开始挖造巢腔。一个月后的巢，多数腔高0.8厘米，底面椭圓形、平坦，一般长径1.5厘米，短径1.0厘米；尙缺外通孔道，至于原先的入土孔道(一般口径为0.7—0.9厘米)此时已消失，入土时堆积在洞口的松散土粒几天后亦卽消散，此时地面无任何迹象。

第二个月的巢，仅腔室略大，幷无其他变化；第三个月的巢，由于第一批工蚁已发生，幷到地面活动，出現了一、二条細小的蚁路，口径約0.1厘米，在腔底开口，口呈喇叭形。

三个在室內常温下飼养的蚁巢(与野外观察的巢同为4月25日羣飞后产生)，幼小的工蚁分别在7月24日与30日出土活动，它們在飼料及土面筑"泥被"、"泥綫"，其組成顆粒特别細小。

新巢的入土深度，三个月內无大变化。表2是对36个入土一个月左右的巢深度的調查，其中26个为一对配偶的，入土深度平均为13±1厘米；另外一些为有多个雌蚁或雄蚁的巢，入土較深，平均为17±2厘米。

2. 单腔菌巢　此类蚁巢內有一个菌圃，巢腔結构仍簡单，半球形，周壁光滑。按11个巢的資料(表3)，巢腔直径为3—14厘米。菌圃饅头状，通常恰好充滿全腔。雄、雌蚁住

表 2　巢龄一個月的白蚁巢入土深度統計*

蚁巢入土深度（厘米）	一对配偶的蚁巢		两个个体以上配偶的蚁巢	
	巢　数	%	巢　数	%
0—5	0	0	0	0
6—10	6	23.0	1	10.0
11—15	15	57.7	4	40.0
16—20	5	19.3	3	30.0
>20	0	0	2	20.0
合　计	26	100%	10	100%

* 本表根据约三平方米面积內的幼巢入土深度資料統計而成，它们是一个母巢有翅成虫羣飞时，用蚊帐罩住落地产生的。该处土壤粘性较大（黄壤土）。

在菌圃下，尙无特殊居室，仍可自由活动。

蚁路細小，断面半圓形；为数不多，不易发現。14 号巢見蚁路一条，底寬 0.3 厘米，高 0.2 厘米。20 号巢見蚁路一条，底寬 1.5 厘米，高 1.0 厘米，在土下伸展深度为 10—20 厘米，曾在 1.9 米处地面，发現一个泥綫，是此路的一个出土点。

单腔菌巢入土深度，有仅 10 厘米，有达 78 厘米（表 3），与所在地土質有关。

单腔菌巢的母蚁发育狀况有两个类型：

（1）发育前期——母蚁体态仍与脫翅成虫相似，見于巢腔长径为 5 厘米左右的巢中，如 11—14 号巢。

（2）发育后期——母蚁已发育为大腹后，腹部长 1.0—1.9 厘米，寬 0.5—0.8 厘米，身体全长在 2.5 厘米以下；此見于巢腔长径达 10 厘米左右的巢中，如 19—21 号巢。

表 3　单腔菌巢

巢　号	巢　腔（厘　米）			菌　圃（厘　米）			入土深度（厘米）
	长　径	短　径	高　度	长　径	短　径	高　度	
11	3	2	1.5	1.8	1.8	0.3	20
12	5	5	4	2	2	1	10
13	3	3	2.5	2.5	2.5	2	78
14	5	4.5	3	4.5	4	2.5	60
15	6	5	4	6	5	4	23
16	8	8	5	6.5	6	3	—
17	8	8	4	4	4	2.5	40
18	10	10	7	10	10	7	15
19	10	10	—	9.5	9.5	—	60
20	12	11	8	10	8	5	55
21	14	14	12	12	12	9	35

（二）寡腔巢（无候飞室）

这类巢由一主巢和若干卫星巢（副巢）組成。主巢內有菌圃、蚁王和蚁后，并常有王宫；此时王宫結构簡单，通常直接造在主巢腔壁內。卫星巢数目不等，通常亦具菌圃，但无王宫，不住蚁后；具菌圃的卫星巢通常称“卫星菌圃”（独立菌圃），它与主巢菌圃一样，內住

大量工、兵蚁和幼蚁，也置卵；另有一些腔，大小、形式与卫星菌圃腔无甚差別，但內无菌圃，特称“空腔”，空腔通常亦有蚁路与主巢联系，有工、兵蚁往来，但一般不住白蚁。

寡腔巢与第三类（多腔巢）的最主要区别是无候飞室，但同时它的主巢亦較簡单，卫星巢数目較少，因而相对地称之为“寡”。

根据主巢在巢区相对位置的特点，并考虑卫星菌圃的多少、空腔的有无，可将寡腔巢再分为两个类型：

1. 上位寡腔巢　卫星菌圃較少，通常在 10 个以內，一般不具空腔。主巢入土較浅，体积亦小，长径 13—25 厘米，入土深 20—65 厘米（表 4）。此类巢主要特征是主巢位置比所有卫星巢更接近地面，一般处于巢区的“上位”。

主巢：腔內菌圃通常为一整块，丰满致密，大小通常与巢腔相当，个别成多层套合式样。菌圃間尚无泥骨，大小、形式、顏色均与卫星菌圃无显著差別。色泽一般呈紫褐色。

王宫：二腔和三腔的蚁巢，尚无王宫；四腔以上蚁巢的主巢一般均有王宫。这类蚁巢的王宫常見有三种式样：

（1）侧厢式（图 1*A*）——这是最原始的王宫，在主巢腔近底部的側壁內，为一个半月形扁平小腔，周壁平滑，以小孔穿过薄壁与主巢腔相通，供工、兵蚁出入。其大小有 6（长）× 4（寬）× 3（高）厘米及 6 × 5 × 3 厘米等。

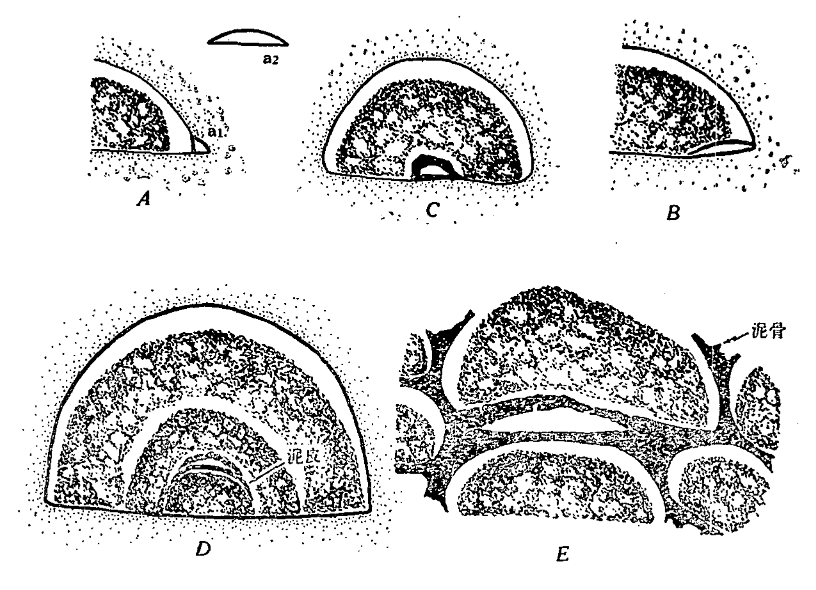


图 1　王宫的几种基本型式

A. 侧厢式，a_1 横断面 a_2 纵断面
B. 底厢式之一
C. 底厢式之二——方形泥盒式
D. 圃中泥盒式之一（在下位寡腔巢末期及多腔巢初期的主巢中）
E. 圃中泥盒式之二（在块积式多腔巢中）

（2）底厢式（图 1*B*）——与侧厢式相似，但位于腔底的中央或一側，彼处腔底略隆起。

（3）方盒状底厢式（图 1*C*）——通常位于主巢腔底中心，突出于腔底之上，泥質，呈方盒状，为菌圃所遮盖，一般长、寬 5—7 厘米，壁較厚，亦以小孔与主巢腔相通。

表4　上位寨腔巢

巢号	主巢 腔径(厘米) 长径	短径	高度	入土深度(厘米)	菌圃状况	王宫	卫星巢 腔数	最大腔(厘米) 长径	短径	高度	最小腔(厘米) 长径	短径	高度	最浅(厘米)	最深(厘米)	菌圃状況
22	15	15	12	23	饱满，馒头状	无	1	11	11	14					25	饱满
23*	20	17	16	28	饱满，馒头状	无	1	15	8	5					80	饱满
24**	28	18	6	30	饱满，长椭形	无	2	9	10	7	2	2	1	16	30	饱满
25	20	19	15	25	不饱满[7×6×3(高)]	底厢式	2	21	20	15	12	11	19	30	40	不饱满
26	13	13	10	25	较不饱满，整块	侧厢式	3	20	20	5	18	13	8	25	67	饱满
27	14	14	10	51	饱满，馒头状	无	4	10	10	8	8	8	6	69	75	饱满
28	24	20	11	20	饱满，三层套迭	底厢式(方盒)	5	33	29	20	12	11	5	25	130	饱满
29	24	22	10	65	2小块，半球形，径长7厘米左右	底厢式(方盒)	6	30	30	20	15	15	9	20	90	不饱满
30	25	21	24	24	饱满，二层套迭	底厢式(方盒)	11	50	18	10	10	8	5	35	120	个别饱满

*　二王二后，主巢内有30多个小型若虫；　**　二王四后。

表5　下位寨腔巢

巢号	主巢 腔径(厘米) 长径	短径	高	入土深度(厘米)	菌圃状况	王宫	卫星巢 腔数	最大腔(厘米) 长径	短径	高	最小腔(厘米) 长径	短径	高	最浅(厘米)	最深(厘米)	旧主巢(厘米) 长径	短径	高	深	菌圃状况	王宫	空腔数
31	22	17	12	82	薄，色深	底厢式	6	20	17	8	15	13	6	42	75	17	15	30	30	空腔	无*	1
32	18	13	12	67	饱满，色深	底厢式(方盒)	11	25	20	15	10	10	15	25	105	20	20	28	25	饱满	无*	0
33	21	14	12	90	饱满	底厢式(方盒)	10	30	28	24	10	8	7	25	110	30	30	25	50	较不饱满	底厢式	0
34	13	11	10	27	饱满	侧厢式	11	18	14	9	9	9	8	16	80	25	25	25	22	衰缩	底厢式	0
35	11	10	10	75	只占腔1/2	侧厢式	11	23	20	17	5	5	5	—	105	35	30	35	82	衰缩	底厢式(10×8×4)	1
36	14	12	10	70	饱满	—	15	20	18	14	5	4	4	20	90	?						1
37	20	14	12	32	只占腔1/5	侧厢式	16**	20	20	25	7	6	5	25	110	?						0
38	20	20	12	65	饱满	小空腔***(7×7×5厘米)	28	36	23	15	6	4	3	10	118	20	20	18	10	衰缩	底厢式	9

*　未发现王宫，根据巢腔位置、蚁路情况及菌圃形态推断为旧主巢，此腔位于巢区最高处；　**　菌圃多不饱满；　***　在主巢一侧，与主巢相距24厘米。

卫星菌圃：少只1个，多則6、7个，有一例达11个；其巢腔也是底平背穹的半球形式样，腔內菌圃通常是飽满的；菌圃有整块饅头状的，也有分层套合式的，顏色为棕褐色或紫褐色。蚁路开口于腔底或其边緣，較大的蚁路入腔室前先縮扁，以小孔与腔相通。

此时期的卫星菌圃，个别的体积可超过主巢，这由表4卫星菌圃最大腔一項可以看出。

巢区：每一巢羣的全部巢腔，常由几支口径为1—2厘米的蚁路連絡成一整体，总称此整体为一"巢区"。各个巢腔常位于不同水平上，具有不同的入土深度。这一时期，主巢通常是在巢区的最近地面的位置上；因而在堤壩的斜坡地形下，它对整个巢区的位置，或是处于最高处(图2)，或是处于堤身的最外側(图3)。在后一情况中，卫星巢位在靠堤心的一側，到堤坡面的深度比主巢大，但水平位置却可能比主巢高。巢区的深度一般在十几厘米到1米間，广度一般为1米左右。

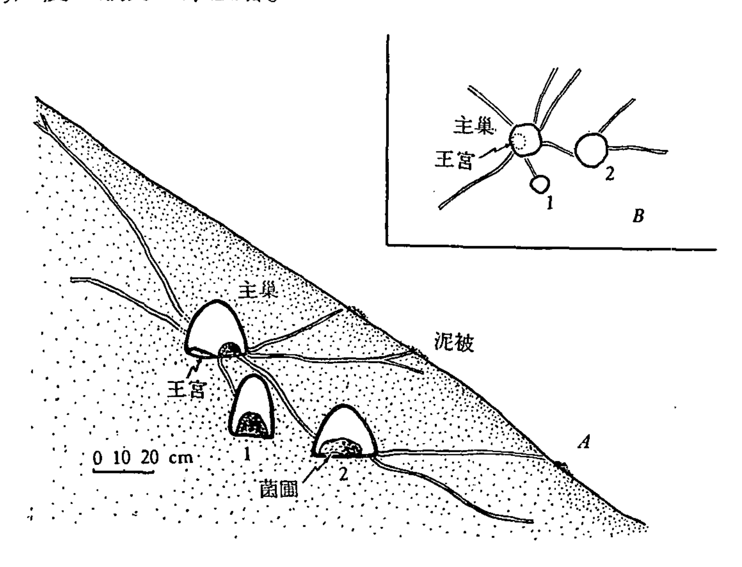


图2 上位寡腔巢之一(25号巢)

A. 側面投影图 *B*. 顶面投影图

示主巢、卫星巢及其菌圃、蚁路、泥被等相互关系

2. 下位寡腔巢 这类蚁巢的巢腔总数通常在10个以上，同时往往出現空腔，主巢轉移到巢区的較深处(表5)。

新主巢：巢腔长径为10—25厘米，菌圃飽满或不飽满。个别主巢的菌圃很小，如35号巢只占巢腔的1/2，37号巢只占巢腔的1/5。結构与上位寡腔巢相似，也是同卫星菌圃差别不显著。新主巢均具王宫，一般为底厢式，亦有側厢式。

旧主巢：許多例中发現了一个位置較浅、內有废弃的王宫、但无蚁王和蚁后的巢腔，这显然是旧主巢。它的巢腔，一般长径为20—35厘米。菌圃有飽满的，也有很薄的；有时菌圃小而质地松軟，色灰白。31号巢只检得一空腔，內无王宫，但它有特別多的蚁路与多个卫星菌圃相通，又位于其他各腔的上方，推测是旧主巢。

卫星菌圃：最少一例为6个，最多一例达28个，不飽满的情况較多見。

空腔：一般为1、2个；位置深浅不一，在深处的空腔較小，直径仅几厘米。

巢区：构造形式与上位寡腔巢不同，主巢在巢区中心或偏于提內側或下方，它的周围上下围繞卫星菌圃。巢区范围亦比前者大，上緣仍在地下 0.2 米左右处，下緣往往深达 1.5 米左右；广度一般达到縱、横各 2 米左右。

蚁路系統：随着巢腔数量的增多，蚁路亦相应发达。各腔間以蚁路串通，一般一巢区有几条主干，串联若干腔室。蚁路主干伸出巢区后，常保持一定深度（一般在 50 厘米以內），在土下伸展向远方，逐漸近地面，并发出分枝；它們的口径，以底寬計，一般为 1—2.5 厘米；在各腔間的蚁路一般口径为 1.5 厘米左右，还有一些口径为几毫米的小蚁路連通相邻腔室。

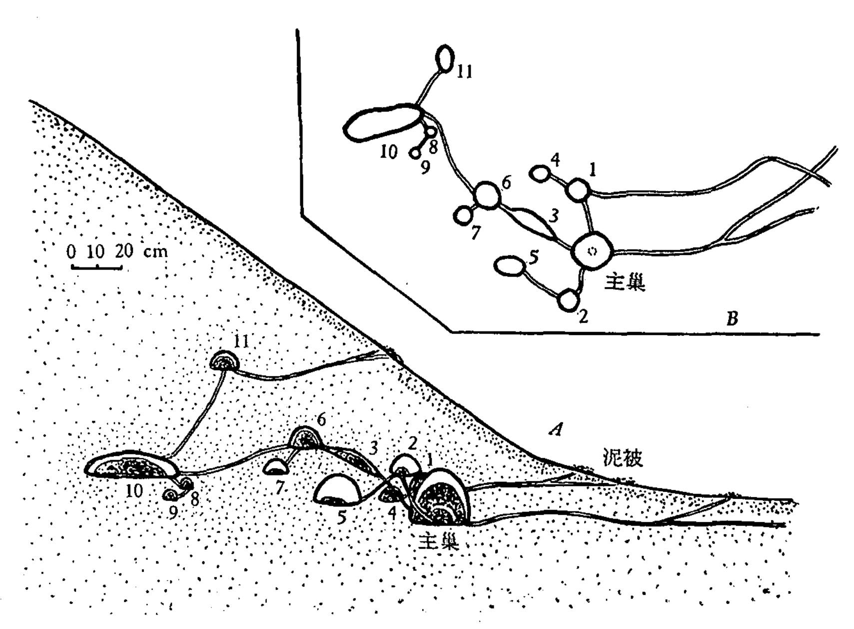


图 3　上位寡腔巢之二（30 号巢）
A. 侧面投影　*B*. 顶面投影
示主巢、卫星巢及其菌圃、蚁路、泥被的相互关系

（三）多腔巢（有候飞室）

这类蚁巢，巢腔总数通常在 40 个以上，主巢高度特化，整个巢的結构达到最完善程度。此时的白蚁羣发育成熟，能够产生有翅成虫，蚁巢結构上出現“羽化孔”（移殖孔）。表 6 是多腔巢的部分資料。下面先介紹这类巢各部分結构的一般特征。

羽化孔：地上部分为許多乳头状突起，专称“羽化孔突”，它为羣飞季节建造的临时性結构，羣飞过后通常被雨水冲刷而消失。羽化孔的地下部分称“候飞室”（移殖室），为許多扁平带状腔，横断面为弯月形，寬 3—5 厘米，高 1.5—2 厘米，长可达半米余，蜿蜒曲折，数层重迭，分布在地面下 3—30 厘米深度內，个别可深达 40 厘米。候飞室上通“羽化孔突”，下則逐漸汇集至一粗大（口径通常为 2—4 厘米）蚁路，通蚁巢。候飞室在羣飞季节过后仍然留存，翌年可再修复使用。

主巢：巢腔长径至少 35 厘米，最大一例为 104 厘米；近半球形，体积大于任何卫星巢腔；腔壁厚，形成一层致密結实的泥壳結构，可与外围土壤分开；主巢內有泥骨，把菌圃分割成数层或許多饅头状小块。泥質王宫深埋于主巢菌圃內部，扁盒状，密封，仅周壁具許

多小圓孔供兵蚁出入，此种王宫特称“圃中扁盒式”(图 1*E*)；王宫內腔一般长、寬 6—10 厘米，高 1.5—3 厘米。

表6 多 腔 巢

巢号	主巢（厘米）				巢区已知部分		羽化孔			附注
	长径	短径	高度	入土深度（厘米）	卫星巢数	空腔个数	片数	孔突个数	与主巢距离（米）	当年有翅成虫数*
39	35	35	40	160	27	8	1	10	18	
40	45	45	38	120			1	<20	2	一百以下
41	45	40	50	115	25		1	>30	8	
42	50	50	70	140	22	3				
43	55	43	40	110	25	1				五百以下
44	70	70	60	85			2	>20	13; 6	
45	75	70	55	195	6	39	3	109	3; 8; 25	五千以上
46	75	70	65	100	22	0	2	102	2; 13	
47	83	83	62	130	19	2	2		6; 13	
48	90	80	35	320			1	38	8	
49	90	80	86	125	38	32	1		12	一千以下
50	100	80	80	110	40	6				
51	102	80	90	100	31	16	1		4	

* 当年有翅成虫数系用蚊帐收集出飞成虫或在出飞时目测估计所得。

主巢的入土深度，按 63 例統計*，平均为 168.6 厘米。从表 6 可知，各巢入土深度在不同大小的巢間已无阶段性差别，但在个别巢間差异却相当大，浅的不到 1 米，深的达 3 米以上；此項差别，据长江修防处分析，可能是由于近年来修筑堤坝时，人为地削低或加高堤身所致。

卫星菌圃：其腔仍为底平背穹式样，无一致大小，纵、横經常不相等。菌圃的形状，有的为饅头状，充滿全腔，有的为 2—4 层套合，还有些为一个腔內数小块，或成薄片；看其外形，有球形、駝罗形、椭圓形、圓柱形等等。还曾見到在蚁路膨大部分造成圓棒形菌圃数起，一例为长 50 厘米，高、寬 2.6 厘米，另一例为长 50 厘米，高、寬 4—7 厘米，等等。

巢区結构：多腔巢巢区旣深且广，很难全部挖开，蚁路更难全部一一了解。因此，关于整个巢区結构，只能用发掘較为完整的 51 号巢为实例，并綜合发掘其他巢的主巢时所得的巢区各部分資料，加以分析探討。

51 号巢位于一古老的小堤上，堤高 2.5 米，巢在堤的向水坡上部，整个巢区的平面分布范围为 4 × 3 米，巢区所占空間估計为 50—60 立方米。以逐层大范围剥土办法解剖此巢，除主巢以北一小部分（估計为巢区的 1/6）未挖外，其余各方挖掘較彻底。共得 47 个卫星巢，其大小与分布位置分类統計如表 7。这些巢腔的水平分布与垂直分布情况用投影示意方式記录如图 4 与图 5。

从图 4 与图 5 可得下列几个特点：

(1) 47 个卫星巢中，位于主巢頂部水平綫以上(卽巢区上层)者 18 个，位于主巢底部水平綫以下(卽巢区下层)者亦 18 个；但若以堤坡面为准，以实际入土深度来看，比主巢浅的仅 4 个，且均为空腔，而 25 个卫星巢的入土深度与主巢相当。

* 部分资料由长江修防处提供。

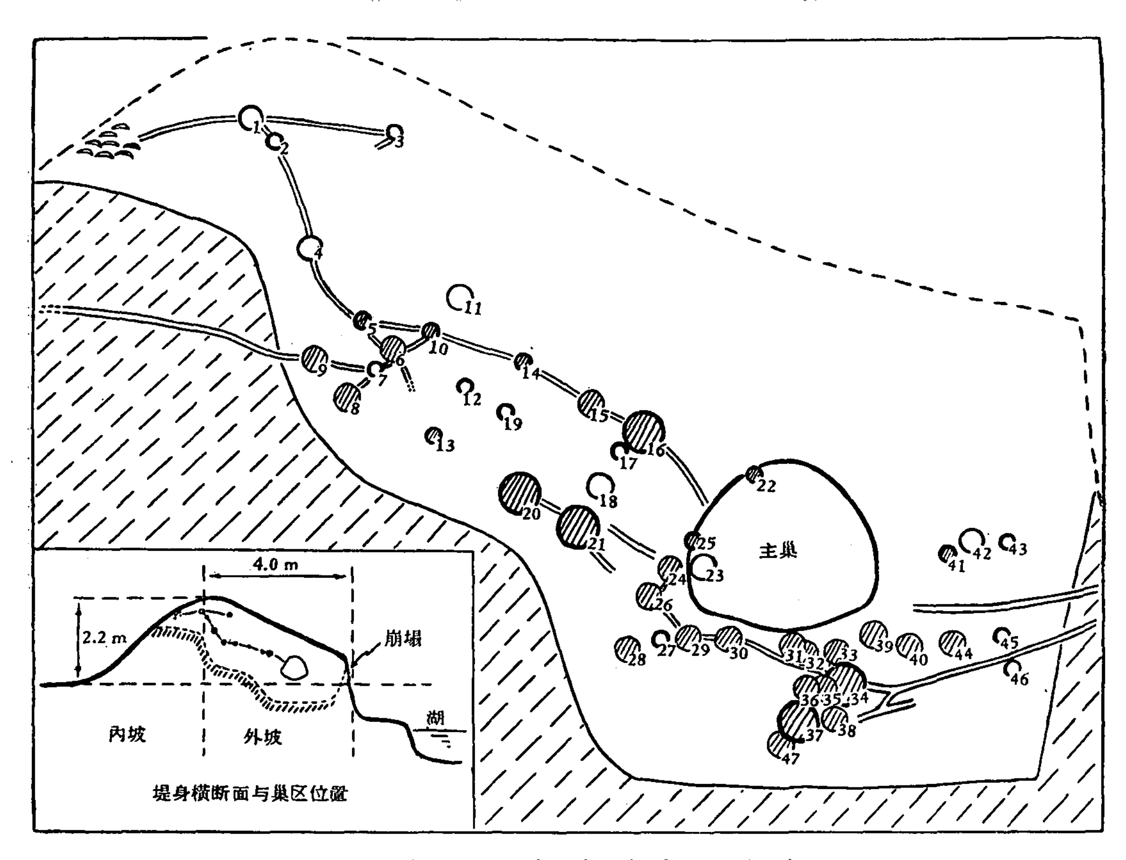


图 4　多腔巢巢区结构示意图（51 号巢侧面投影）

长径 40 厘米以上卫星菌圃腔中心点　　长径 20—40 厘米空腔中心点

长径 20—40 厘米卫星菌圃腔中心点　　长径 20 厘米以下空腔中心点

长径 20 厘米以下卫星菌圃腔中心点　　候飞室（横断面）

大型蚁路（干线）　　未挖开部分

数字为卫星巢編号

（2）卫星巢一般密集于主巢周围 1 米范围以内，其数量占全数的 75%。

（3）空腔与卫星菌圃的比为 1:2。空腔分布在巢区的上层較多，中、下层均少；近主巢处較少，远主巢处較多。

（4）主巢正上方无卫星巢。

（5）主巢与卫星巢間以大小蚁路分別串連。这个巢中共有四条干綫，均由主巢发出，各自串連一部分巢腔，然后伸出巢区，口径（底寛 × 高）分别为 2.5 × 2.5 厘米、4 × 4.5 厘米及 4 × 2.5 厘米等；其一通向候飞室。腔室間的蚁路口径，大型的为 2 厘米左右，小型的 0.5 厘米左右。向巢区外伸出的蚁路长几米至二、三十米不等。

伸出巢区的大型蚁路，多数是取食干綫，通向地面。一般具两头細、中間粗式样。中

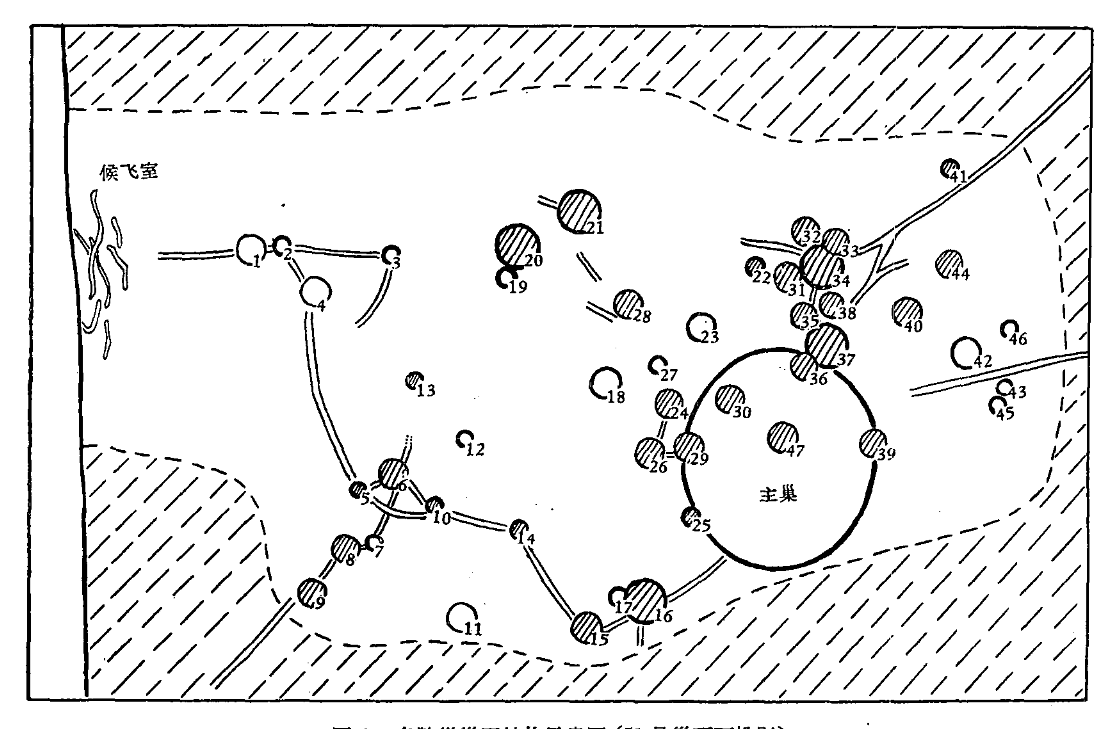


图 5 多腔巢巢区结构示意图（51 号巢顶面投影）
说明见图 4

表 7 51 号巢的卫星巢状况調查

甲 巢腔大小

长径（厘米）	卫星菌圃腔		空腔
	菌圃饱满	菌圃不饱满	
7—10	2	0	0
11—20	3	2	10
21—30	3	10	6
31—40	1	5	0
41—50	2	2	0
51—57	0	1	0
总数	11	20	16

乙 巢腔分布

巢腔位置	卫星菌圃		空腔
	饱满	不饱满	
上层（高于主巢顶）	4	5	9
中层（在主巢顶与底间）	2	5	4
下层（低于主巢底）	5	10	3
总数	31		16

間部分高与寬略等，截面为半月形，几乎以平行地面的方式伸展，其深度在 1 米上下；接近巢区部分往往变狹变高，成为高大于寬式样，并以較大的角度向下折入通向主巢；近地端則逐漸細小且扁，达地面下 10 厘米左右处分成許多細枝，通常大小仅容 1、2 个工、兵蚁通过。

(6) 主巢通羽化孔(候飞室)的蚁路，通常为一口径 2 厘米左右的大型蚁路，形式与取食干綫相似，但少分枝与曲折。本巢仅一片羽化孔，通羽化孔蚁路长 4 米，中間穿过 8 个卫星巢。

上述各点，可看作大堤上黑翅土白蚁发展成多腔巢时期的巢区結构的基本形式。由于各巢形成的历史过程不同，在巢区結构上亦会产生一定差异，主要有下列三种类型：

(1) 卫星巢集中在主巢周围，无分組現象，主巢正上方亦有卫星菌圃与空腔，如 39 号与 45 号巢。

(2) 主巢上方无空腔及卫星菌圃，卫星巢往往有一小羣离主巢較远，如 51 号巢。在少見的例子中，两組相距相当远，中間有一无巢腔地带，而以一条粗蚁路相通，如一例有一組 9 个空腔离主巢 3 米远，它們較近堤坡面。

(3) 主巢周围如第一类型，但在一条或数条大蚁路上有一串腔室，排列成葡萄串状，如 47 号巢。

多腔巢根据主巢結构的不同和其他部分的差别，可再分为三个类型：

1. 层积多腔巢　主要特点是主巢泥骨不甚发达，主巢菌圃只分成几层(图 1*D*)，王宫一般位于菌圃內約 1/3 高度处。此等蚁巢羽化孔突数較少，一般仅 10—20 个。

实例：39 号巢——主巢长径 35 厘米，卫星菌圃約 30 个，空腔 8 个。当年羽化孔一片，有羽化孔突 10 个。主巢外壳厚不足 1 厘米，巢腔內上部是一个大块的帽状菌圃，下面套有一个較小的，再下为許多小的饅头状菌圃，各层間隔有薄片样泥骨。

2. 块积多腔巢　主巢已由泥片分成許多小室，各小室都有一个丰滿的菌圃；有的上部为較大的一块，有的全部分成小块。王宫位于菌圃的 2/3 高度处(图 6*A*)。此等蚁巢羽化孔突数量特别多，不少达 100 个以上，往往分成数片孔区。

实例：45 号与 46 号巢——此二巢主巢均是长、短径为 75 × 70 厘米，羽化孔突数分别为 109 与 102 个，前者三片孔区，后者两片。45 号巢是羣飞后半个月挖的，发現大部分卫星巢內已无菌圃，在巢区的上、中、下层分别有巢腔 15、20、10 个，而具有菌圃的，仅下层 5 个，中层 1 个；但其主巢菌圃仍丰滿。46 号巢是未羣飞时挖的，所見 22 个卫星巢，均有較飽滿的菌圃，未見空腔。

3. 萎縮多腔巢　主巢上部成为大空腔，下部各小室的菌圃，在有些巢尙丰滿，有些巢仅有薄薄一层，主巢直径一般达 100 厘米左右 (图 6*B*)。各卫星巢也是又大又空，不仅巢区边緣的菌圃不飽滿，而且近主巢的亦不丰滿，只有主巢底下有时可見到几个飽滿的小卫星菌圃。

实例 1：49 号巢——主巢內径为 90 × 80 × 86 (高)厘米，若連四周几个深入到主巢內的卫星菌圃在內，則使其直径縱、横各达 150 厘米。全腔从上到下均分隔成小室，共計 96 个，但上部各室菌圃多瘦薄，并有 5 个空腔；下部飽滿，中心有一个脸盆样的菌圃(径长 45 厘米)套着一个球形菌圃，特别致密、多白蚁，王宫即在其上。一王一后，后体长 55 毫

米，宽 10 毫米。

整个巢区只挖了主巢前面（近堤坡一面）部分，得卫星巢 70 个，其中空腔几乎占一半；卫星菌圃几乎都极不飽满，多为 2—3 厘米厚的薄片，色灰白，表 8甲 为其中一些实例。

此巢是在羣飞后不久挖的。当年羽化孔为一片，有翅成虫数量少，一次卽飞完。

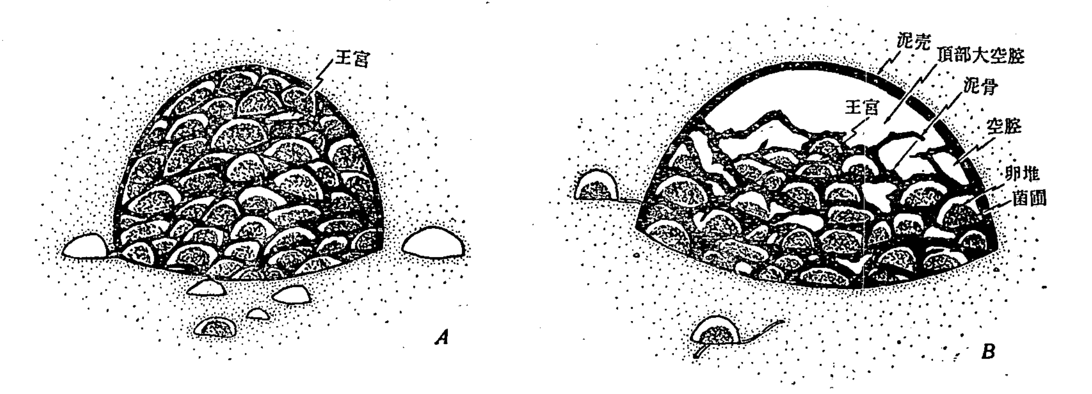


图 6 多腔巢主巢结构（通过王宫之剖面图）
A. 块积多腔巢主巢（45 号巢） *B*. 萎缩多腔巢主巢（51 号巢）

实例 2：51 号巢——主巢长径 102 厘米，短径 85 厘米，外部泥壳厚 3—5 厘米；巢腔上部 1/3 已无菌圃，下部有 20 多小室，菌圃尙飽满，饅头状（图 6*B*）。共挖得 31 个卫星菌圃，16 个空腔（表 7），估計占实有卫星巢数的 80%。近主巢的卫星菌圃較飽满，一般与其腔大小相近。王宫在主巢內約 2/3 高度处，內腔长、寬为 8 × 5 厘米；一王三后，蚁后体长 48—54 毫米。

实例 3：50 号巢——主巢为 100 × 80 × 80（高）厘米，外部泥壳厚 3—5 厘米，泥骨亦厚达 2—3 厘米，內腔上半部成一大空腔，下半部各小室亦大而空，一般长 20—30 厘米，高 10 厘米左右，而菌圃只 5 厘米左右厚，色灰白，体积只占腔的 1/4—1/5。

巢区仅挖掘了左側半边，共得 40 个卫星菌圃，均极不飽满（表 8乙）。此外見 6 个空腔。

表 8 萎縮多腔巢的卫星菌圃調查

甲 49 号 巢

入土深度（厘米）	菌圃腔（厘米）			菌圃（厘米）		
	长 径	短 径	高 度	长 径	短 径	高 度
125	15	11	10	1	1	1.5
130	35	18	14	22	11	3
133	30	29	12	10	8	1
140	12	12	13	3	4	2
145	12	12	10	9	7	8*
155	14	11	7	10	9	7*
170	15	13	8	13	5	6*
170	35	29	12	8	7	1
175	50	26	10	12	7	1
180	15	9	11	1	1.3	0.5

* 为 38 个卫星菌圃中最饱满的，其余高度均在 4 厘米以下。

乙　50 号巢

入土深度（厘米）	菌圃腔（厘米）			菌圃
	长径	短径	高度	
90	72	32	20	厚 4 厘米，与腔同大
90	52	35	32	厚 8 厘米，与腔同大
100	30	20	10	厚 2 厘米，比腔略小
105	65	28	19	厚 4 厘米，比腔略小
175	39	35	17	厚 8 厘米，与腔同大

三、蚁巢的发展

（一）蚁巢結构类型与白蚁羣发展的关系

上面叙述了蚁巢結构的七大类型。可以看出，这七个类型是前后相継的，它代表了本种蚁巢发展过程的几个主要阶段。蚁巢結构上的变化，与白蚁羣的发展过程是密切关联的。营单腔巢的白蚁，羣体幼小，母蚁腹部尙未增大或略为膨大；所生工、兵蚁不多，并以未成长的（幼蚁）居多。所以，单腔巢是巢羣发育的雛形时期。寡腔巢的蚁巢体积和結构，都有进一步发展，表現出“分散型結构”的特点，这时的白蚁羣已大为发达，蚁后已发育成“大腹后”，体长 2.0—3.5 厘米，腹寬 0.5—0.8 厘米，失去自由活动能力，封閉于“王宫”之中；但此时尙不产生有翅成虫，故不建造羽化孔突及候飞室，表明此时巢羣尙属幼年阶段。寡腔巢的最后时期，主巢直径达到 30 厘米以上，入土深度达 1 米左右，主巢菌圃成为数层，层間出現“泥皮”，王宫埋藏于菌圃內部，为“圃中扁盒式”（图 1*D*）；曾在几例中发現小型若虫（体长 6—7 毫米，腹寬 1.8 毫米，具翅芽）。多腔巢是白蚁羣能产生有翅成虫的时期，武汉大学生物系白蚁研究小組（1959），将这一阶段称为“成年巢”。层积多腔巢是成年巢初期，产生有翅成虫能力尙低，故羽化孔突数較少；块积多腔巢是巢羣发育最旺盛的时期，不仅工、兵蚁数量特别多，而且产生有翅成虫亦特别多，相应地羽化孔也特别发达，此时蚁后显得特别肥胖，体长通常在 40 毫米以上；萎縮多腔巢则显然是衰老巢羣之蚁巢，其产生有翅成虫能力下降，工、兵蚁个体数亦减少，而身体却显得特别大一些，头壳顏色深黄。綜上所述，可以認为蚁巢結构上的阶段性差别，是白蚁巢羣的不同发育时期的反映。現再将蚁巢各結构部分的主要特征列于表 9，以兹比較。

对各类蚁巢的年龄，尙缺乏研究，从現有資料，仅对单腔巢的年龄推測比較具体：

（1）单腔空巢是新建的 4 个月以內的巢。

（2）单腔菌巢前期，如 11—14 号巢，是 8 到 10 月挖到的，因当地黑翅土白蚁每年 4 月下旬到 6 月上旬羣飞，所以依其发育状况可認为是当年新巢。

（3）单腔菌巢后期，如 19—21 号巢，也是 8 到 10 月挖到的，它們菌圃較前略大，蚁后已成为大腹后，与前期状况比較，可見不是当年巢，大概是二龄巢。

（二）蚁巢結构的发展动态

蚁巢的結构形式已如前述，它的发展动态虽多变化，但仍有一定規律可以探索。例如巢腔的发展、菌圃的演变、空腔的形成、主巢的轉移、“王宫”的兴建、泥皮泥骨的发展、巢区

表 9 蚁巢发展阶段結构特征的比較

			主巢			王宫	卫星巢			羽化孔突数	白蚁羣发育状况		巢龄推测
			长径(厘米)	结构特征	入土深度(厘米)		总腔数	空腔数	卫星菌圃		蚁后腹长(厘米)	发育程度	
幼年巢	单腔巢	单腔空巢	1—4	半球形空腔	6—28	无	0	0	无	0	0.7—0.9	末期出现幼小的工、兵蚁	<4 个月
幼年巢	单腔巢	单腔菌巢	3—14	半球形菌圃，整块	10—78	无	0	0	无	0	前：0.7—0.9 后：1.0—1.9	工、兵蚁体小；幼蚁占蚁羣总数一半以上	前：>3 个月 后：1—2 年
幼年巢	寡腔巢	上位寡腔巢	13—28	半球形菌圃，整块，或分层套迭	20—65	无，或侧厢式、底厢式	1—11	0	一般饱满	0	1.3—	一例见小型有翅芽的若虫	2 年
幼年巢	寡腔巢	下位寡腔巢	11—35	菌圃整块，或分层套迭；末期在菌圃间有泥皮	27—90	侧厢式、底厢式；末期有圃中扁盒式	7—37	很少	饱满或不饱满	0	2.2—2.9	数例见小型有翅芽的若虫	>2 年
成年巢	多腔巢	层积多腔巢	35—50	上部一大型帽状菌圃，下面套迭数层及一些小块，具泥骨	85—320	下位 圃中扁盒式	>35	较少	大部分腔饱满	较少	3.5	能产生有翅成虫	>3 年
成年巢	多腔巢	块积多腔巢	70—75	泥骨发达，形成许多小室，菌圃成小块，充满各室	85—320	上位 圃中扁盒式	>21 | >45	较多	大部分腔饱满	很多	3.5—6.0	产生大量有翅成虫	>3 年
成年巢	多腔巢	萎缩多腔巢	90—102	泥骨极发达，菌圃多数萎缩，顶部成大空腔	85—320	上位 圃中扁盒式	>46 | >70	较多	一般不饱满，往往为扁平一薄层	减少	4.8—5.5	产生有翅成虫较少；工、兵蚁体大，头壳深黄	>4 年

的位移等等，其中尤以菌圃的变化最为显著。兹扼要綜述如下。

1. 菌圃的演变——蚁巢的新陈代謝　菌圃在数量和体积改变的同时，在形态上也有种种变化。在野外調查中，曾見到多式多样的菌圃。現按下列几方面，先列其变异，再就其发展动态加以分析。

（1）結构——单腔或寡腔的幼年巢中的菌圃，通常都为单一实心的饅头状。在发展过程中常在底部內凹，逐漸形成瓜皮帽式样，并由单层发展为多层套合体。

幼小蚁巢的菌圃一般外表平坦，內部孔隙細小，整个結构显得很紧密。在較大的巢中，常有两种結构的菌圃：一种紧靠主巢，結构与幼小蚁巢的相同；另一种是在巢区外側的近地表处，它的外表呈角状突起，內部孔隙很大，整个結构显得稀疏。前者眞菌丰富，內中白蚁較多；后者眞菌稀少，內中白蚁也少。巢区中部菌圃常介于这两者之間。

有时在一些大的菌圃上有小块近于黑色的菌圃附着，尤其在下位寡腔巢中較多見。

（2）顏色——从整个菌圃外表上看，一般幼年巢的菌圃为紫褐色。成年巢的菌圃則通常为黄褐色，仅在主巢內及近主巢的一些菌圃有时为紫褐色。此外，还有一种少見的菌圃，整个为灰白色。

在同一菌圃上，均以上部及外围部分顏色較深，有时甚至发黑；而下部及內部顏色浅白。分层的菌圃則外层色深，內层色浅。

（3）質地——一般新鮮的菌圃的質地是軟而結实，可以用手提起。但前面提到的那种灰白色菌圃，質地特别松散，一触即破。这种菌圃仅薄薄一层，鋪在腔底，約 3、5 厘米高。例如，在夏秋季节挖掘的下位寡腔巢中，有时能見到这类菌圃；表 6 的 39 号、49 号和 50 号巢中，几乎全部卫星菌圃均呈此状态。在单腔菌巢及上位寡腔巢中則从未发現过。

由此可知，菌圃的变异是有規律的。从巢的发展而論，多腔巢的菌圃一般比单腔巢的老；大形巢的菌圃一般比小形巢的老。从菌圃的分布来說，一般近地面的比近主巢的，尤其是主巢底下的年龄老。黄褐色的菌圃，比紫褐色的老。可見菌圃間在結构和顏色上的差异，反映了菌圃本身发展过程的不同时期，表示着年龄上的差异。

內凹的与多层的菌圃可能是由单体实心的菌圃发展而来。Grasse 及 Noirot（1958）曾提到白蚁不断啃食菌圃的下部，又不断的在菌圃的上部增添新的部分。他們認为，菌圃的下部是較老的，上部則是較新的。我們見到菌圃內凹的一面总是参差不齐的。因此，我們也認为內凹可能是白蚁取食菌圃的結果，尤其当食物缺乏时，菌圃的消耗最快，多层則是再建所产生。主巢的分裂式菌圃，可能是部分的由原来整块的菌圃分割而成，部分由新增添而来。

菌圃質地的不同，更易引人注意。灰白色薄而易碎的菌圃与深色坚实的菌圃形成显著的对比。两者間孰老孰嫩，值得研究。現以室內飼养的結果作参考。

1960 年 6 月下旬，把一个主巢菌圃放在一个直径半米的籮筐內，周围垫土。再把籮筐放在一个大瓦缸內。筐底与缸底間填有半尺厚的土，筐周与缸壁間也填满土，进行飼育，历时約三个半月，在 10 月 5 日挖开检查。原菌圃已縮成数小块，松軟易碎，散列在原菌圃腔內。同时，在筐底与缸底間的土层內发現 4 个坚实的新菌圃，分在 4 个小腔內。其中三个菌圃的体积为：6 × 3.5 × 2.2 厘米，2 × 1.5 × 1.8 厘米，3.7 × 2.7 × ? 厘米，另一个未测量。在老菌圃內白蚁数量不多，蚁后消瘦，但在新菌圃內却有較多的白蚁。

1960年6月28日在一个埋藏主巢菌圃的大瓦缸和另一个仅装土壤而无菌圃的大瓦缸之間架木板作桥，木板桥上載土，便于白蚁的来往。在接桥之前，白蚁已在第一缸內养了45天。接桥后50天挖开检查。第一缸內的菌圃已萎縮。第二缸內的桥下土中有小菌圃一块，分成两片，呈空心砖状，粉紅色，面积为3平方厘米。

这二次飼养中都有新菌圃出現，而原有的菌圃却萎縮变为灰白色，疏松易碎，显然这种質地的菌圃是被消耗后較衰老的菌圃。

綜上所述，可知菌圃是处在經常不断地被白蚁利用变化之中。老的菌圃总是逐渐衰退、萎縮，以至消失。同时，新的菌圃又陆續出現。在衰老的巢群內，新老菌圃的更替失去平衡，菌圃的数量也就減少。

2. 巢腔的发展与空腔的形成　巢腔是容納菌圃的地方。但通常白蚁并不是在造成相当大的巢腔后才造菌圃，菌圃的增长和巢腔的扩大是同时进行的。幼年巢的巢腔，不論大小，一般都充滿了菌圃的事实可以說明这一点。至于在成年巢中常見很大的巢腔中只有很小的菌圃，可能是由于菌圃正在衰退，或者是在旧腔中再造新菌圃的开始，但也可能在这类大巢中有先造腔后造菌圃的現象。

关于空腔的产生，初步分析可能有以下几种原因：

（1）大形空腔是旧菌圃衰失的結果，所以巢龄越大，空腔越多。

（2）离地面較近的空腔，可能是由于干旱等不良因素促使菌圃萎縮或不易发育而形成的。此等空腔，腔壁干燥异常，往往多数空腔聚生一处。

（3）一些在群飞后不久挖掘的巢，例如45号巢，往往有很多成群的空腔。这可能是有翅成虫在群飞前大量取食菌圃的結果。反之，在早春挖的同类巢中，菌圃多是飽滿的。

（4）一些靠近主巢的小空腔，可能是尙未建造菌圃的新菌圃腔，在較小的巢中，直径只几厘米；在較大的巢中，直径达十几厘米，这或許是因为工蚁多，挖掘力大所致。

3. 主巢的轉移和其結构的变化　主巢入土深度及腔內的結构，在几个不同阶段有显著差异。根据調查所見，初步肯定主巢的轉移至少在下列两个阶段中发生：其一是从上位寡腔巢到下位寡腔巢的轉变时，其二是从下位寡腔巢到层积多腔巢的轉变时。前一次不仅两者間主巢入土深度有显著差別，而且有发現旧主巢的可靠事实。后一次虽尙未明确旧主巢，但主巢入土深度有显著差別。

根据調查，認为在下列两个时期內，一般无主巢轉移現象：单腔菌巢到上位寡腔巢，多腔巢各阶段。多腔巢各阶段的主巢不再轉移的原因，一方面可能由于主巢已达到相当大的深度，足以滿足巢群的发展，显然蚁巢过深对于白蚁的出巢取食是不利的；另一方面，蚁王、蚁后已有深藏于菌圃內的坚固的泥盒式“王宫”，生长繁殖可趋于稳定。

对于单腔巢各时期，尤其是从单腔空巢到单腔菌巢时期，主巢有无轉移現象尙难确定。以表2和表3的数字来看，两者入土深度有显著的差別。但因表2的資料是取自局部地点，这种差別可能是由于不同堤段、不同土質影响所使然。

成年巢主巢的发展方法是以向下方建造新的菌圃为主。其根据：第一，当主巢增长，上部菌圃尙保持大块时，下部小室就有增加层次的現象；第二，当蚁巢衰老时，上部菌圃先消失，下面小室的菌圃常現新鮮状态；第三，主巢較小时，王宫偏居下方，主巢老大时，王宫多位于高度的2/3处；第四，主巢的入土深度（指腔頂到地面間距离）并不因巢腔的扩大而

減小，說明主巢增大时，腔頂位置不变，而腔底下移。

主巢內，泥骨的发展与菌圃的变化形成鮮明的对比。在萎縮多腔巢的主巢中，泥骨十分发达，往往厚达 2、3 厘米。

4. 巢区的位移　深处的巢腔較小，菌圃丰满，表明羣体在发育过程中不断地向一定的深处扩建其巢区。新菌圃的建造和主巢向深处轉移，以及近地面的菌圃逐漸衰亡，其巢腔被放弃，結果引起整个菌圃区的位置发生移动。由于大堤是斜坡式地形，巢区的位移旣可表現为垂直向下移，又可表現为从坡面水平向內移。在調查中見到，原来位于堤坡腰部及下部的蚁巢，一般都有明显的从坡面向內位移的現象。主巢經坡面向內水平位移后，往往在主巢上方缺乏卫星巢。

除去以上这些主要变动以外，蚁路总数的增加和口径的增大，羽化孔及候飞室的建造等也都是蚁巢发展上的具体內容。熟悉这些規律，对于探索蚁巢和消灭蚁羣都有一定的关系。

四、总　　結

根据形态結构上的特点，黑翅土白蚁的蚁巢可以分为以下七个基本类型：

（一）**单腔巢**　（1）单腔空巢，　（2）单腔菌巢；

（二）**寡腔巢**　（3）上位寡腔巢，（4）下位寡腔巢；

（三）**多腔巢**　（5）层积多腔巢，（6）块积多腔巢，（7）萎縮多腔巢。

蚁巢結构的七个基本类型，只相当于蚁巢发展中的几个主要阶段，其間还有过渡形式。

菌圃是本种蚁巢的主体。各个菌圃均經历着建造和衰亡的过程，由此反映了菌圃总体是处于不断演变的新陈代謝之中。

巢腔的扩大及其所含菌圃的增长是相輔相成的。菌圃与巢腔一般是边生长边扩大的。在蚁巢的发展过程中，空腔数量的增多，主要是菌圃衰亡的結果，也是白蚁羣体逐漸成熟及衰老的标志。

菌圃的发展和变化，引起了巢区（菌圃区）的位移和主巢的轉移，导致整个巢区构造形式的改变和入土深度的增大。主巢及巢区的位移在大堤上表現为垂直下移与由坡面水平內移两种方式，因而使成年巢的构造具有不同的式样。

主巢的結构因菌圃的变化可以分成单体式、层积式和块积式三种。主巢結构的改变中，还包括了泥骨的增长和王宫位置与式样的改变。

初步确定，在上位寡腔巢到下位寡腔巢，及下位寡腔巢到层积多腔巢的两次发展中，主巢有显著轉移現象。此后，在成年巢时期，主巢向下方扩展，而一般不再行轉移。

参　考　文　献

尤其伟、平正明等　1956　白蚁巢居的结构。白蚁调查研究报告 59—79 页　华南热带作物研究所。

武汉大学生物系白蚁研究小组　1959　台湾黑翅蠁生活特性及防治研究的初步报告。武汉大学自然科学学报 **1959** (7): 96—107。

长江修防处白蚁研究组　1960　土栖白蚁生物学及防治研究介绍。昆虫知识 **6** (6): 167—71。

Escherich, K.　1911　Termitenleben auf Ceylon, pp. 24—5.

Grass'e, P. P. et C. Noirot　1958　La meule des termites champignonnistes et sa signification symbiotique. *Ann. Sci. Nat. Zool.* **20**(2): 113—28.

ARCHITECTURE AND DEVELOPMENT OF THE TERMITARIUM OF *ODONTOTERMES* (*O.*) *FORMOSANUS* SHIRAKI

TSAI PANG-HWA, CHEN NING-SHENG, CHEN AN-KUO AND CHEN CHIH-HWEI
(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

The termitaria of *Odontotermes* (*O.*) *formosanus* can be classified into the following seven fundamental types according to their architecture:

1. Unilocular young nest without fungus comb.
2. Unilocular young nest with fungus comb.
3. Oligolocular young nest with the central chamber, which contains the royal pair, on the uppermost site.
4. Oligolocular young nest with the central chamber on the lower site.
5. Multilocular matured nest with several layers of combs in its central chamber.
6. Multilocular matured nest with a group of combs accumulated in its central chamber.
7. Old multilocular nest with degenerating combs in its central chamber.

These are corresponding to the main stages in the course of the development of the nest. Between them, there are transitional forms.

The fungus combs compose the main part of the nest except in the first type. Each comb undergoes a period of construction and a period of destruction. In the whole nest, there is a continuous substitution of the new combs for the old combs throughout the life of the colony.

In general, the extension of the chamber and the enlargement of its comb take place simultaneously. The empty chamber begins to appear and to increase in number from the oligolocular young nest of later stage. This resulted from the destruction of the comb, and therefore, its quantity may be considered as an indicator for the age of the colony.

Owing to the construction of new combs and the destruction of old combs, not only the architecture, but also the site of the nest is gradually changed. In dykes, this change in site may either appear as a vertically downward transplantation, or as an horizontal transplantation toward the center of the dyke. In either case, it causes an increase in depth of the nest in the ground.

In the central chamber of the mature nest, large flakes of soil connecting with each other form a great "skeleton", which serves to support the fungus combs. This "skeleton" may reach a thickness of about 3 cm when the nest has grown old.

It is determined that the royal pair migrates from an old central chamber to a new central chamber in the time between the 3rd stage and the 4th stage, and also between the 4th stage and the 5th stage in the course of the development of the nest.